云南植物研究 3(3)：375—380，1981
Acta Botanica Yunnanica

天麻发育过程中多糖的变化及分布*

刘成运

（中国科学院昆明植物研究所）

摘要

天麻发育过程中多糖颗粒的数量随球茎的发育而增加，其体积随细胞的增长而增大，至开花结实期其数量极大地下降。

花序芽形成时细胞内多糖的积累达最高峰，与花序芽形成前及开花结实期比较有极其显著的差异性($P<0.001$)。因此，花序芽形成时是采收商品天麻最合适时期。

多糖颗粒在生长代谢能力较低的薄壁细胞内大量积累，但在生长代谢旺盛的顶端分生组织；输导组织及染菌的细胞内缺少。

天麻（Gastrodia elata Bl.）是靠同化蜜环菌（Armillaria mellea Fr.）获取营养的真菌营养性寄生类型[3、5]。整个营养生长发育期都需依靠外源营养。多糖物质在球茎内基本薄壁细胞中不断地积累使球茎个体不断长大，当达到一定的重量后，才分化出花序芽进入生殖生长发育阶段[4]。天麻依靠球茎内贮存的多糖物质供抽亭，开花、结果。因此，研究天麻发育过程中多糖的变化对了解天麻的发育形态；发育生理；对创造适宜的营养供应条件，提高商品天麻的产量；确定最佳收获期；获得优质种子都有很密切的关系。

材料和方法

实验材料取自云南昭通彝良县朝天马。为有性繁殖各发育期球茎。种子萌发形成原球茎阶段系组织培养材料。各发育期暂以物候期划分，可依次分为：Ⅰ种胚的萌动及原球茎萌发期；Ⅱ越冬前球茎；Ⅲ越冬后球茎；Ⅳ花序芽形成前球茎；Ⅴ花序芽形成后球茎；Ⅵ开花结实期球茎及Ⅶ花序倒毙期球茎。

取材后固定于FAA固定液，常规石蜡切片，片厚10微米。PAS或PAS＋铁矾-苏木精＋微量固绿染色[1]。多糖颗粒测量取梅花形5个点，每点计算10个细胞共50个细胞，用显微测微尺测量每一细胞的半径，细胞内多糖颗粒的数目，以及每一颗粒纵轴与横轴

* 天麻种胚发育成原球茎阶段系组织培养材料，由段金玉先生供给，图版Ⅰ：1—2成熟种子切片由梁汉兴同志制作，照片由黄玉书同志放大，一并致谢。

平分垂直线的长度分别代表长与宽。为确定最高含量期与相邻两期在量上的差异显著性应用了统计学处理。

观察结果

一、种胚的萌动及原球茎的萌发

天麻种子的种皮为单层长形膜质细胞组成，其内不含贮存的多糖颗粒，PAS为负反应。其胚为未分化的多细胞胚，无胚乳，卵圆形似龟背状。除胚柄细胞外，每一细胞内平均含有10个左右多糖颗粒（在一个切面上观察到的数目）。近圆形，围绕在核的周围（图版Ⅰ：1—2）。发育不良的种子，胚内只含有很少量的微小的多糖颗粒，常不能正常萌发（图版Ⅰ：3）。种胚萌动后，从种皮中部突出已分化了的具有原始茎节的原始球茎(Proto-corm)[2](图版Ⅰ：4)。原始球茎的茎节细胞迅速分裂形成细胞团(图版Ⅰ：5)并加速伸长生长，具有明显的短期顶端生长优势，形成最早期球茎。有的作者根据细胞大小及功能区分为上部是分化分生组织，萌发后组织分化形成原生球茎体（Body of protocorm)；下部为接菌分生组织，萌发后形成原生球茎足（Foot of protocorm)[3]，有些作者称作营养茎（Vegetative stem）[4]（图版Ⅰ：6）。在其顶端形成越冬前球茎（图版Ⅰ：7）。当越冬前球茎开始形成后，必须与蜜环菌建立营养关系，以便消化蜜环菌菌丝获取异源营养。此时在切片上可以见到在染菌细胞的上方一些薄壁细胞内产生大量形态饱满充实，染色浓艳的多糖颗粒（图版Ⅰ：8），这种及时接菌的营养茎形状粗短健壮，与其上部相连的越冬前球茎不易区分，它担负着整个球茎的营养吸收与供应，因此也被称为营养繁殖茎（Vegetative and reproductive stem）[5]。越冬后这些营养茎衰亡，原来的越冬前球茎与蜜环菌建立营养关系，在其顶端发育出越冬后新的球茎。如果越冬前球茎形成后，下部的营养茎不能及时接菌，为了寻找菌源，营养茎极度伸长生长，形成纤细的畸形，但这只能维持一定的时期，待组织内所贮存的多糖颗粒耗尽，球茎则因饥饿而夭亡（图版Ⅰ：9）。

二、球茎发育过程中多糖的变化

1.皮层组织内多糖的变化　由原始球茎分化的越冬前球茎，只一层表皮，2至3层皮层细胞（图版Ⅱ：1）。表皮细胞内尚存有少量的多糖颗粒，在以后的发育过程中除与顶芽的鳞片相连接的表皮层细胞内有一些多糖颗粒外，其余表皮细胞均不含多糖颗粒，包括已退化的鳞片状叶（图版Ⅰ：13）。与表皮相邻的第一层皮层细胞形体较大，排列比较整齐，具有连续加厚的厚角组织外壁，该层皮层细胞具有较明显的核及原生质，所含的多糖颗粒极少，围在核

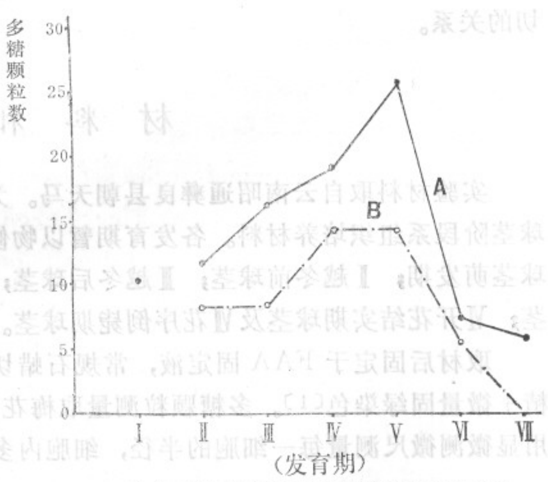


图1　不同发育时期球茎细胞内多糖颗粒数目的变化

A.中柱细胞，B.皮层细胞。Ⅰ.种胚期；Ⅱ.越冬前球茎；Ⅲ.越冬后球茎；Ⅳ.花序芽形成前期；Ⅴ.花序芽形成后期；Ⅵ.开花结实期，Ⅶ.倒苓期。

的周围，一般只0.2—0.5微米大小，不经PAS染色不易观察到。越冬后球茎皮层由2至3层发展到6至7层，细胞由外至内逐渐增大，其细胞内贮存的多糖颗粒也逐渐增多增大，形态由圆球形变为椭圆或瓜籽形，在幼嫩的细胞中多糖颗粒多围绕在核的周围分布，而在成熟的细胞中则分散在细胞质内（图版Ⅱ：3、5、7）。从图1可以看到随着发育的进程，天麻个体逐渐膨大，其内部细胞也在逐渐增大，所含的多糖数目也随着增加，但不如中柱组织明显，至开花结实期，其含量明显下降。皮层中所含多糖颗粒的量在整个球茎中所占的比例是很小的。

2.中柱组织多糖的变化　中柱组织除维管输导系统外全部都是具有贮存功能的薄壁细胞，它构成了天麻球茎的主体。细胞内多糖积累的快慢直接关系到球茎个体的大小和重量，以及生殖发育阶段来临的速度及抽葶开花时地上部分营养的供给。在正常生长发育情况下，各生长发育期多糖颗粒的数量与发育期的进程成正相关性（图1）。每一多糖颗粒的大小也随细胞的增长而增大（图2、3）。

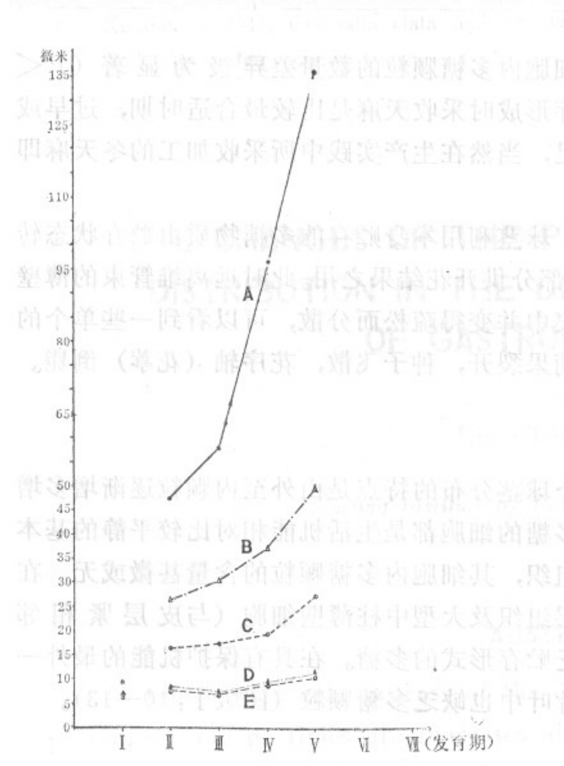


图2　不同发育期细胞内多糖颗粒体积的变化与细胞体积的关系。A.中柱细胞体积；B.中柱多糖颗粒长度；C.中柱多糖颗粒宽度；D.皮层多糖颗粒长度；E.皮层多糖颗粒宽度。（发育期同图1注）

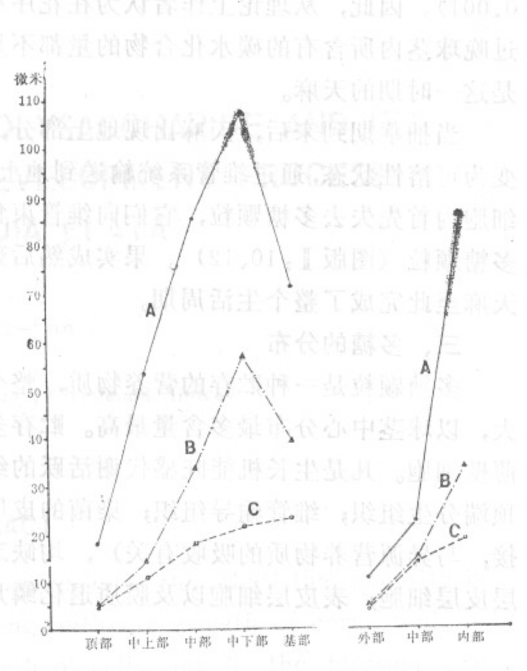


图3　同一球茎由顶部至基部、由外部至内部细胞体积与内含多糖颗粒体积的关系。A.细胞体积；B.多糖颗粒之长；C.多糖颗粒之宽。

从图1—3可以看出不同发育期之间，或同一发育期球茎的不同部位细胞大小直接影响细胞内多糖颗粒的大小与数目（图版Ⅱ：2、4、6、8）。

为了寻找最佳收获期，在花序芽形成前后及开花结实期对细胞内多糖颗粒的平均含

量（个数）进行了差异显著性测验（见表1，2）。

表1　花序芽形成时与花序芽形成前中柱细胞内多糖颗粒数量的差异显著性测验

发育期	N	N—1	$\overline{X}$	$\Sigma(X-\overline{X})^2$	S	$S_{\overline{x}_1-\overline{x}_2}$	T	P
花序芽形成时	50	49	25.86	2413	5.296	1.059	5.66	<0.001
花序芽形成前	50	49	19.44	336				

表2　花序芽形成时与开花结实期中柱细胞内多糖颗粒数量变化的差异显著性测验

发育期	N	N—1	$\overline{X}$	$\Sigma(X-\overline{X})^2$	S	$S_{\overline{x}_1-\overline{x}_2}$	T	P
花序芽形成时	50	49	25.86	2413	5.056	1.180	17.79	<0.001
开花结实期	29	28	7.00	444				

统计学处理表明，不同发育期之间其细胞内多糖颗粒的数量差异极为显著（P<0.001）。因此，从理论上作者认为在花序芽形成时采收天麻是比较最合适时期，过早或过晚球茎内所含有的碳水化合物的量都不足，当然在生产实践中所采收加工的冬天麻即是这一时期的天麻。

当抽葶期到来后，天麻出现地上部分，球茎利用本身贮存的多糖物质由贮存状态转变为可溶性状态，通过维管系统输送到地上部分供开花结果之用。此时远离维管束的薄壁细胞内首先失去多糖颗粒，它们向维管束集中并变得疏松而分散，可以看到一些单个的多糖颗粒（图版Ⅱ：10、12）。果实成熟后蒴果裂开，种子飞散，花序轴（花葶）倒毙。天麻至此完成了整个生活周期。

三、多糖的分布

多糖颗粒是一种贮存的营养物质，整个球茎分布的特点是由外至内颗粒逐渐增多增大，以球茎中心分布最多含量最高。贮存多糖的细胞都是生活机能相对比较平静的基本薄壁细胞。凡是生长机能旺盛代谢活跃的组织，其细胞内多糖颗粒的含量甚微或无。在顶端分生组织；维管输导组织；染菌的皮层组织及大型中柱薄壁细胞（与皮层紧相邻接，与异源营养物质的吸收有关），均缺乏贮存形式的多糖。在具有保护机能的最外一层皮层细胞；表皮层细胞以及膜质退化鳞片叶中也缺乏多糖颗粒（图版Ⅰ：10—13）。

讨　　论

天麻种胚萌动分化形成当年越冬前球茎时，必须及时与蜜环菌建立营养关系，当及时接菌后子麻（即越冬前球茎）则迅速膨大，其下部的营养茎即“足”形态粗短，与上部的子麻紧密相接几乎不易辨别区分。相反；如不能及时接菌，“足”部延长生长，变得非常细长以寻找菌源，一但组织内贮存的多糖耗尽子麻也因饥饿而夭亡。因此一些作者提出“提高发芽球茎的接菌率，尤其是早期接菌率是天麻增产的关键”[5]。这一结论是十分重要的。

多糖颗粒是一种复粒多糖颗粒，它是由很多单粒多糖由一种半透明的胶态物质包绕形成。因此多糖的积累过程是单粒多糖的数量的增加。开花结实期，球茎内贮存形式的多糖变为可溶性多糖经维管系统输送到地上部分。此时在维管束四周的薄壁细胞中可以看到疏散的一些单粒多糖颗粒。一些作者观察到只有一定重量的球茎才有可能形成花序芽进入生殖发育期[4]。可见多糖的积累直接关系到生活周期的长短。充足的营养来源和适宜的生活环境可以提早形成花序芽，提早商品麻的采收时期。

参 考 文 献

〔1〕 朱澂，1963：高碘酸-锡夫反应作为一种染色方法在植物组织学上的应用，植物学报 11（2），162.

〔2〕 沈栋侠等，1979：天麻种子无菌萌发的研究 Ⅰ 培养的条件与萌发的形态变化，南京药学院学报（1）：88—93，

〔3〕 周铉，1981：天麻生活史，云南植物研究 3（2）：197—202。

〔4〕 张维经等，1980：天麻与蜜环菌的关系，植物学报 22（1），57—61。

〔5〕 徐锦堂等，1980：天麻种子发芽的营养来源及其与蜜环菌的关系，中草药 11（3）：125—128.

〔6〕 Kusano, S. 1911: Gastrodia elata and its symbiotic association with Armillaria mellea, Jour. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, 4（1）：1—66.

THE CHANGES OF THE POLYSACCHARIDE AND ITS DISTRIBUTION IN THE DEVELOPMENT PROCESS OF GASTRODIA ELATA

Liu Cheng-yun

(Kuming Institute of Botany, Academia Sinica)

ABSTRACT

In the development process of the *Gastrodia elata*, that the quantity of polysaccharide particles are increases along with the growth of corm and its volume are increase along with the growth of cells, up to the blossom and bear fruit, the quantity of polysaccharide particles are greatly declines.

The polysaccharide accumlate of the cells will be come to the highest peak, when the formation of inflorescence bud of *Gastrodia elata* and that has more marked distinction then before formation of inflorescence bud and after blossom ($P<0.001$). Thus, during the formation of inflorescence bud is the suitablest commodity *Gastrodia elata* harvest.

The polysaccharide particles are great accumulate in the parenchyma

cells with the lower growth metabolism ability, but lacks in the apical meristem with the vigorous growth metabolism, conducting tissue and infected mycelia cells.

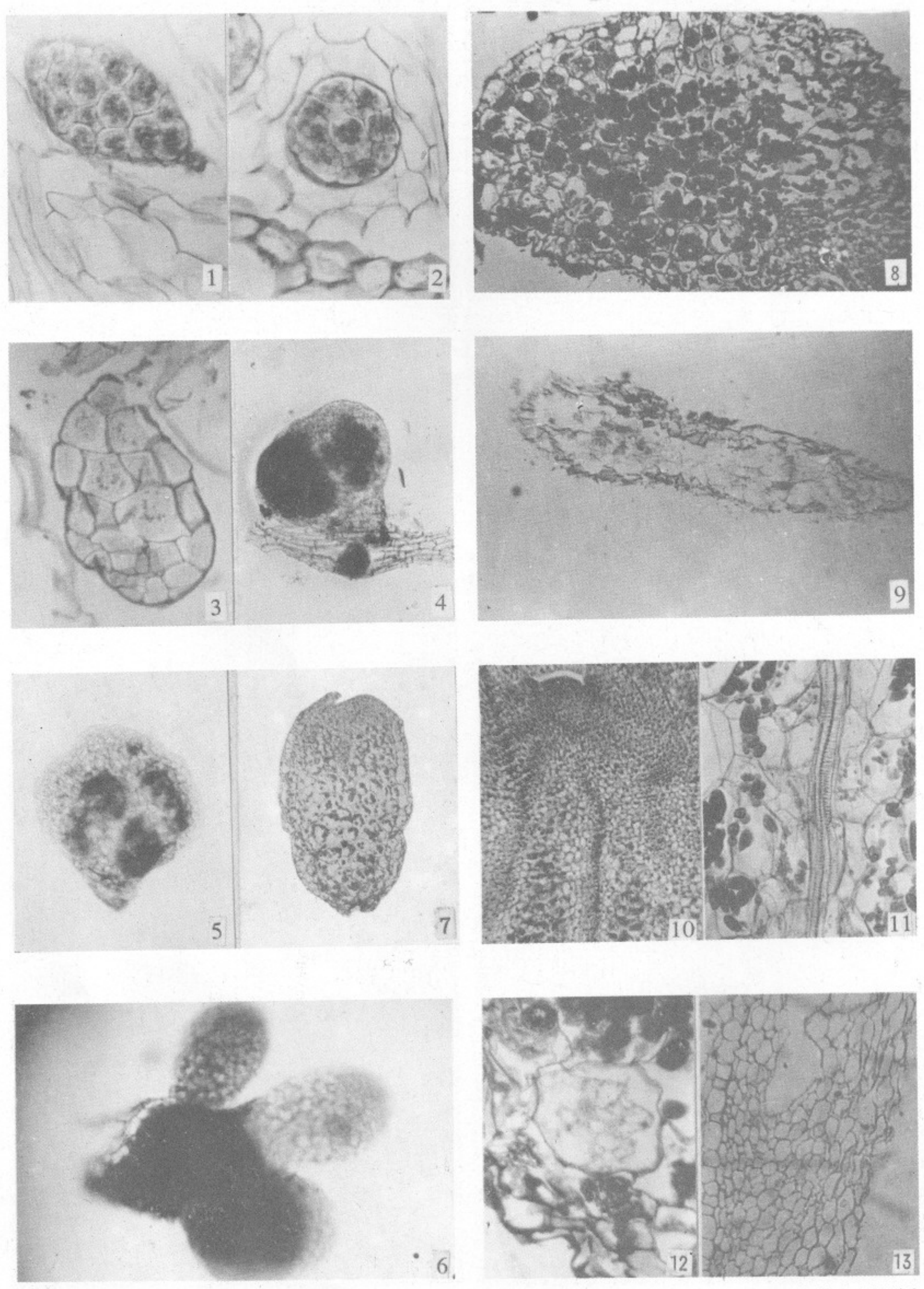
Explanation of plates

Plate Ⅰ

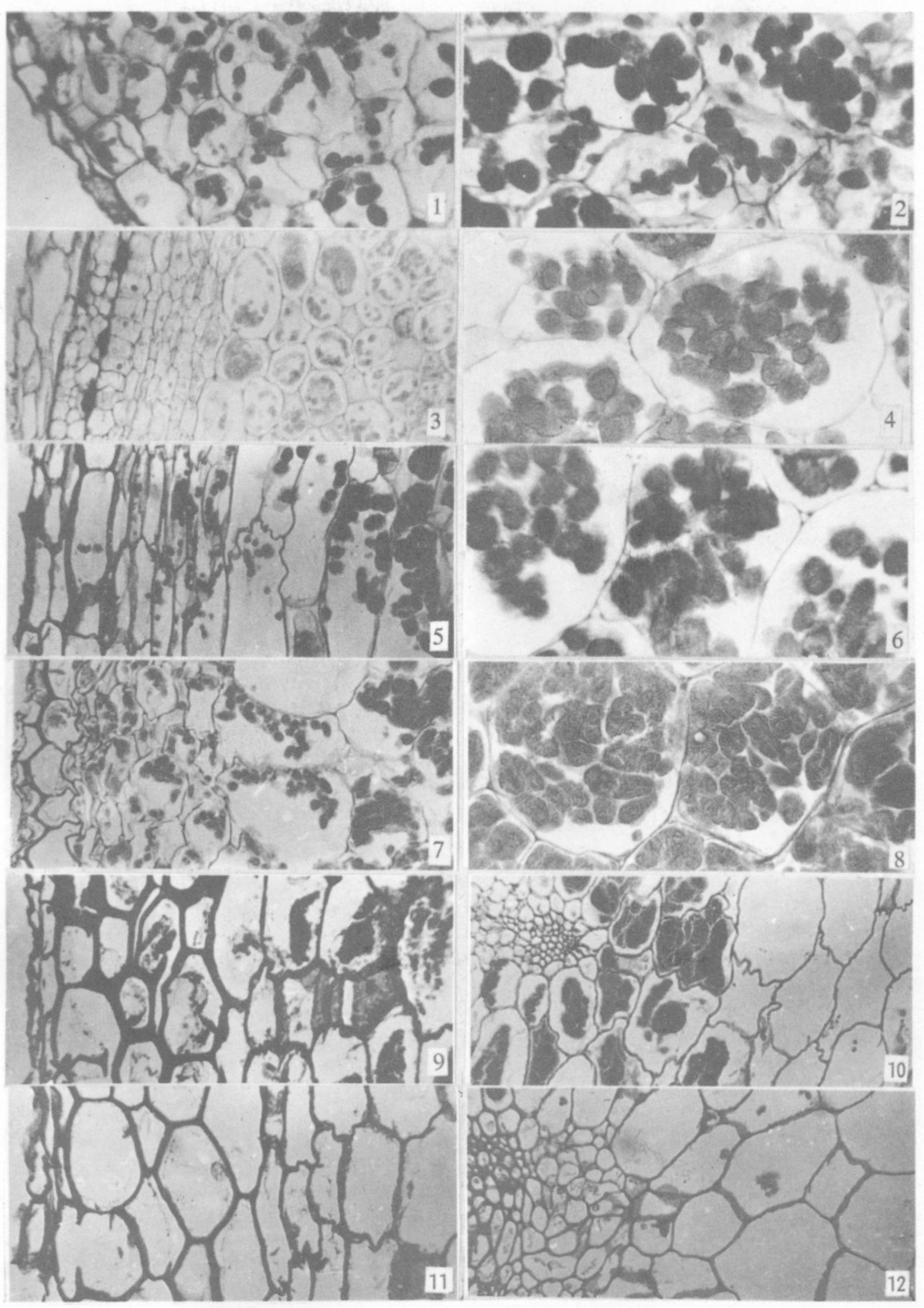
Fig. 1 Mature seed. ×840 Fig. 2 Mature seed. ×840 Fig. 3 Young seed. ×1120 Fig. 4 Proto-corm of sepated from in the seed vessel. ×280 Fig. 5 Stem node cells of proto-corm divided formation cells aggregate. ×280 Fig. 6 Stem node cells of proto-corm fast grow. ×280 Fig. 7 Proto-corm and its top formation corm of before over winter . ×280 Fig. 8 After infected mycelia the young corm is fast expand and polysaccharide particles are great accumulated in the parenchyma. ×280 Fig. 9 The young corm of not infected myceri quicken spread long grow, final, the polysaccharide exhaust are death. ×280 Fig. 10 The polysaccharide particles in the apical metistem. ×280 Fig. 11 The polysaccharide particles in the conducting tissue. ×560 Fig. 12 The polysaccharide particles in the infected mycelia. ×560 Fig. 13 In the epidermis and degenerate scale leaf are lacks polysaccharide particles. ×560

Plate Ⅱ

Fig. 1 Polysaccharide particles in the dermis of the corm of before over winter. ×1120 Fig. 2 Polysaccharide particles in the stele of the corm of before over winter. ×560 Fig. 3 Polysaccharide particles in the dermis of the corm of after over winter. ×560 Fig. 4 Polysaccharide particles in the stele of the corm of after over winter. ×1120 Fig. 5 Polysaccharide particles in the dermis of corm when before formation of inflorescence bud. ×560 Fig. 6 Polysaccharide particles in the stele of the corm when before formation of inflorescence bud. ×1120 Fig. 7 Polysaccharide particles in the dermis of corm when the formation of inflorescence bud. ×560 Fig. 8 Polysaccharide particles in the stele of corm when the formation of inflnrescence bud. ×560 Fig. 9 Polysaccharide particles in the dermis of corm when the after blossom. ×560 Fig. 10 Polysaccharide particles in the stele of corm when the after blossom. ×280 Fig. 11 Polysaccharide particles in the dermis of corm when the floral axis topple. ×560 Fig. 12 Polysaccharide particles in the stele of corm when the scape topple. ×280



1.成熟种子（纵切面）×840　2.成熟种子（横切面）×840　3.未成熟种子（纵切面）×1120　4.由种皮中部脱出的原球茎（实体照相）×280　5.原球茎的茎节细胞分裂成细胞团（实体照相）×280　6.原球茎的茎节细胞迅速生长（实体照相）×28(　7.原球茎及顶端形成的越冬前球茎（纵切面）×280　8.染菌后子麻迅速膨大，薄壁细胞内积累了大量的多糖颗粒（纵切面）×280　9.未能染菌的子麻加速伸长生长，最后，多糖耗尽而夭亡（纵切面）×280　10.顶端分生组织多糖之分布（纵切面）×280　11.维管束多糖之分布（纵切面）×560　12.染菌细胞部位多糖之分布（纵切面）×560　13.表皮细胞及退化的鳞片叶内不含多糖颗粒（纵切面）×560



1.越冬前球茎的皮层细胞内多糖颗粒（横切）×1120　2.越冬前球茎的中柱内多糖颗粒（横切）×1120　3.越冬后球茎的皮层内多糖颗粒(横切)×560　4.越冬后球茎的中柱内多糖颗粒(横切)×1120　5.花序芽形成前球茎的皮层内多糖颗粒（横切）×560　6.花序芽形成前球茎的中柱内多糖颗粒(横切)×1120　7.花序芽形成时球茎的皮层内多糖颗粒（横切）×560　8.花序芽形成时球茎的中柱内多糖颗粒（横切）×560　9.开花结实期球茎的皮层内多糖颗粒（横切）×560　10.开花结实期球茎的中柱内多糖颗粒（横切）×280　11.倒葶期球茎的皮层内多糖颗粒（横切）×560　12.倒葶期球茎的中柱内多糖颗粒（横切）×280